

# ECOLOGÍA ESPACIAL Y TRÓFICA DEL NÓCTULO GIGANTE (*NYCTALUS LASIOPTERUS*) EN EL PARQUE NACIONAL DE DOÑANA Y SU ENTORNO

ANA G. POPA-LISSEANU<sup>1</sup> Y CARLOS IBÁÑEZ<sup>1</sup>

## RESUMEN

El nóctulo gigante (*Nyctalus lasiopterus*) es de los murciélagos más desconocidos e intrigantes de la fauna europea. En este estudio se ha pretendido ampliar el conocimiento sobre esta especie, fundamentalmente de cara a su conservación en el área de Doñana. Para ello, hemos abordado diversos aspectos fundamentales de su biología: requerimientos en cuanto al uso de refugios, selección de hábitat, magnitud y localización de sus zonas de caza, dieta y comportamiento de vuelo. Desde el punto de vista del uso de los refugios, las colonias de cría de nóctulo gigante constituyen sociedades de fisión-fusión, en las que los individuos están repartidos cada día en muchos árboles diferentes y se mezclan entre sí cada noche, formando nuevas sub-agrupaciones al día siguiente. De este modo, las colonias pueden controlar y defender un gran número de refugios y responder más fácilmente a pérdidas de árboles-refugio, tanto por causas naturales como artificiales. La colonia de cría del Parque Nacional de Doñana es de origen reciente y aún no se ha establecido con éxito en la zona, ya que no dispone de un número suficiente de refugios entre los que alternar. Por otro lado, las marismas de Doñana constituyen una importante zona de caza tanto para los murciélagos que viven en el refugio de Doñana como para los de Sevilla, y posiblemente también para poblaciones de Cádiz, incluyendo Jerez y el Parque Natural de los Alcornocales. Técnicas de isótopos estables han demostrado que el nóctulo gigante es en efecto un carnívoro estacional que depreda sobre paseriformes migratorios que realizan desplazamientos nocturnos a grandes alturas. Observaciones mediante radar muestran que los murciélagos vuelan a alturas de hasta 1700 m, donde se concentra la mayor parte de la migración nocturna de paseriformes, y que realizan vuelos de búsqueda orientados posiblemente a la captura de pajaritos.

**Palabras clave:** Murciélagos, nóctulo gigante, árboles, uso de refugios, selección de hábitat, áreas de campeo, radiotracking, isótopos estables, carnivoría, migración, radar.

## SUMMARY

The giant noctule is one of the least known and intriguing bats of the European fauna. The aim of this study is to gain more information about this species in order to evaluate future conservation plans in the Doñana area. For this reason, we have dealt with all main aspects about its biology: roosting requirements, habitat selection, size and location of foraging areas, diet and flight behaviour. Regarding roost use, giant noctules colonies are fission-fusion societies, whose members are spread every day in many trees and experience frequent remixing. This way, colonies can control and defend a large number of roosts, and can thus respond more effectively to roost losses, both due to natural

---

<sup>1</sup> Estación Biológica de Doñana, Avda de María Luisa s/n, Pabellón del Perú, 41013 Sevilla  
Emails de contacto: anapopa@ebd.csic.es, ibanez@ebd.csic.es

and artificial causes. The breeding colony of Doñana has a recent origin and has not successfully established yet in the area, probably because there is not enough roosting options to allow the bats to perform their roost-switching behaviour. On the other hand, the Doñana marshlands are an important foraging area both for bats roosting in Doñana and in Seville, and possibly also for the Cádiz populations, including Jerez and the Parque Natural de los Alcornocales. Stable isotope analysis has confirmed that the giant noctule is a seasonally carnivorous bat that preys on migrating songbirds which fly at night at great heights. Radar observations show that the bats can fly at least up to 1700 m high, where the highest concentrations of migrating songbirds occur. At these heights, they also perform “search flights” most probably aimed at capturing migrating birds.

**Key Words:** Bats, giant noctule, trees, roost use, habitat selection, foraging range, radiotracking, stable isotopes, carnivory, migration, radar.

## INTRODUCCIÓN

El nótulo gigante (*Nyctalus lasiopterus*) es el murciélago más raro de Europa continental. Así, a pesar de que está presente desde Portugal a Turquía y desde Polonia y Holanda hasta Marruecos y Libia, es el murciélago que aparece en un menor número de cuadrículas de 50x50 km en el atlas de mamíferos europeos, solo en 62 cuadrículas frente a un valor medio de 547 para las 30 especies (MITCHEL-JONES *et al.* 1999).

Un ejemplo de lo desconocido de los hábitos de *N. lasiopterus* es que hasta el año 2001 no se descubrió que podría tratarse de un murciélago carnívoro que se alimenta en buena parte de pequeños passeriformes migratorios (IBÁÑEZ *et al.* 2001). La presencia de plumas en las heces del murciélago durante primavera y otoño sugería este comportamiento parcialmente carnívoro; sin embargo, las conclusiones de este hallazgo fueron puestas en duda y generaron una agitada controversia en la comunidad científica (BONTADINA & ARLETTAZ 2003).

*Nyctalus lasiopterus*, al igual que las otras especies de nótulos europeos, es un murciélago que se refugia en huecos de árboles. Por tanto, necesita la presencia de masas forestales con árboles viejos que les ofrezcan posibles guaridas. En la actualidad las únicas colonias que se conocen de esta especie en España (y casi a nivel mundial) se encuentran en parques urbanos de Sevilla y Jerez y en un pequeño refugio artificial en el Parque Nacional de Doñana. La necesidad de

disponer de árboles con oquedades en las que encontrar refugio es un importante factor que limita la existencia de este murciélago en extensas áreas. Por esta razón se encuentra incluido en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas en la categoría de “vulnerable” desde 2004.

Las relaciones de esta especie con el Parque Nacional de Doñana vienen de antiguo. El ilustre naturalista y viajero CHAPMAN (1928) capturó a primeros del pasado siglo un individuo en un pinar del Coto de Doñana que fue el primer ejemplar conocido de esta especie para toda la península Ibérica. Esta cita, al no estar publicada en una revista científica, ha pasado desapercibida durante mucho tiempo a pesar de que este murciélago terminó en el Museo Británico. Posteriormente la presión investigadora sobre el área de Doñana ha propiciado que animales encontrados muertos o moribundos hayan sido recogidos, y así podemos comprobar que para 1980, de los menos de 10 ejemplares conocidos para toda España 4 procedían del área de Doñana. En un estudio monográfico sobre los murciélagos en el Parque Nacional de Doñana no se pudo capturar ningún ejemplar ni se localizó ninguna colonia pero sí se realizaron algunas escuchas con detectores de ultrasonidos, poniéndose de manifiesto la importancia que puede tener el Parque Nacional de Doñana como fuente de recursos tróficos para murciélagos que sin embargo tienen problemas para encontrar refugios en la zona (IBÁÑEZ *et al.* 2001). Estudios piloto no publicados reforzaron

esta hipótesis ya que dos individuos marcados con radioemisores en 1992 en la colonia del Parque de María Luisa de Sevilla se desplazaban diariamente hacia la marisma del Guadalquivir y otros tres individuos capturados en el sur del Parque Nacional en septiembre de 2000 y provistos de radioemisores resultaron pertenecer a la colonia del Zoo-Botánico de Jerez.

Este proyecto se planteó ante la necesidad de obtener más información sobre un murciélago que, aparte de ser el más raro y desconocido de Europa, tiene un gran interés científico por sus controvertidos hábitos alimenticios, y del que las únicas colonias conocidas utilizan el PN de Doñana como cazadero a pesar de encontrarse a distancias mínimas superiores a los 25 km. Se plantearon los siguientes objetivos principales:

En primer lugar, conocer los requerimientos de refugio de esta especie, con el fin de facilitar el diseño de medidas de conservación específicas incluyendo propiciar la consolidación de colonias de cría en áreas protegidas para asegurar el mantenimiento de las poblaciones. Se pretendía determinar cuál era el tamaño del área de refugio para las colonias de nóctulo gigante, así como esclarecer determinados aspectos relacionados con este área de refugios, como la estabilidad de la misma, la existencia o no de territorialidad, la relación entre áreas de refugio y zonas de caza, la cantidad de árboles refugio que engloba un área de refugios y la dinámica de uso de estos refugios. Para poder garantizar la conservación del nóctulo gigante, resulta necesario determinar su estructura social, puesto que este factor influye enormemente en los requerimientos espaciales de la especie, fundamentalmente en cuanto a los refugios. Por ello, uno de nuestros objetivos era determinar el significado del concepto de "colonia" en esta especie, concepto muy ambiguo en el caso de los murciélagos arborícolas debido a la dinámica en su uso de los refugios (gran alternancia de refugios, de tal forma que la composición de individuos cohabitando un refugio concreto varía día tras día). Las razones de este dinamismo en el uso de los refugios, tan común para los murciélagos arborícolas, aún no han sido esclarecidas, aunque se barajan varias hipótesis, como la evasión a depredadores, evitación de parásitos, efimerali-

dad del recurso constituido por árboles refugio, mantenimiento de relaciones sociales en colonias grandes o del conocimiento, y transferencia de información, acerca de un gran número de refugios (LEWIS 1995, 1996; KERTH & KÖNIG 1999; O'DONNELL 2000; WILLIS & BRIGHAM 2004; RUSSO *et al.* 2005). A través de las condiciones particulares que se enfrenta el nóctulo gigante en la población de estudio y de su comportamiento en cuanto al uso de los refugios, hemos tratado de esclarecer la hipótesis que mejor explica la funcionalidad de la alternancia de refugios. Esto tiene una gran importancia de cara a la conservación de las especies de murciélagos arborícolas y en particular del nóctulo gigante.

En segundo lugar, conocer los requerimientos espaciales en cuanto a áreas de campeo, la magnitud de éstas y la preferencia de determinados hábitats de caza. Dentro de este objetivo, interesaba conocer la importancia del Parque Nacional de Doñana como área de caza para la especie, no sólo para los individuos de la pequeña colonia de cría situada dentro de sus límites, sino también para los individuos pertenecientes a colonias de cría situadas en provincias limítrofes de Andalucía. Así mismo, se trató de averiguar si existía o no estacionalidad en cuanto a las áreas de campeo: en concreto, si el área de Doñana era utilizada como zona de caza en una época del año concreta.

En tercer lugar, desvelar los hábitos alimenticios de esta especie para resolver así la controversia originada alrededor de este tema. Se trataba de utilizar la técnica del análisis de isótopos estables para demostrar la ingesta de pájaros, y no sólo de plumas, durante las épocas de migración, y así, de confirmar la carnivoría estacional del nóctulo gigante. El espectacular hallazgo de plumas en las heces de *Nyctalus lasiopterus* (IBÁÑEZ *et al.* 2001, 2003) causó controversia en determinadas esferas del mundo científico. La conclusión a la que llegaron los autores de que el nóctulo gigante se alimenta de paseriformes migratorios fue recibida con reservas por algunos expertos en murciélagos, que sugirieron como contrapartida que el nóctulo gigante podía estar ingiriendo por error plumas flotando en el aire durante la época de migración, pero

no pájaros (BONTADINA & ARLETTAZ 2003). Así, dado que el análisis de heces no fue considerado suficientemente satisfactorio como modo de resolver este enigma, consideramos necesario utilizar una nueva técnica que no determinara sólo la comida desechada, sino más bien la asimilada por el animal (HOBSON 1999). En los últimos años, el análisis de isótopos estables, fundamentalmente de carbono y nitrógeno, ha demostrado ser una herramienta muy útil en ecología para estudios de dieta y de relaciones tróficas (HOBSON & SEALY 1991; HOBSON 1999; EGGERS & JONES 2000). Esta técnica ha sido aplicada ya al estudio de la dieta de quirópteros, pero casi todos los trabajos se han realizado en especies nectarívoras neotropicales (HERRERA *et al.* 1993, 1998, 2001; FLEMING *et al.* 1993; FLEMING 1995; VOIGT *et al.* 2003; VOIGT & MATT 2004). No hemos encontrado antecedentes del empleo de isótopos estables para caracterizar la dieta de murciélagos insectívoros en nuestras latitudes.

Puesto que el nóctulo gigante es un murciélago capaz de cazar a sus presas, cualesquiera que sean, únicamente al vuelo, el consumo de pájaros migratorios implicaría que éstos son cazados en pleno vuelo. Por eso, como último objetivo, nos planteamos la posibilidad de descifrar su estrategia de caza mediante el estudio de su comportamiento de vuelo, utilizando para ello un radar de seguimiento.

Este artículo es un resumen de los resultados de todo el proyecto. Información más detallada de los diferentes aspectos puede encontrarse en BRUDERER & POPA-LISSEANU (2005), POPA-LISSEANU (2007), POPA-LISSEANU *et al.* (2007), POPA-LISSEANU *et al.* (en prensa).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Ecología espacial: valoración del uso del espacio mediante radioseguimiento

Se han marcado un total de 31 murciélagos con radioemisores con el objeto de conocer el uso del territorio en el área de Doñana por las poblacio-

nes de nóctulo gigante, considerando tanto la localización de sus refugios como la determinación de las áreas de caza. Cinco de estos individuos se capturaron en la colonia situada en las proximidades del Palacio de Doñana y 26 en el Parque de María Luisa de Sevilla. Todos los individuos marcados fueron hembras adultas en buena condición física.

Para detectar variaciones estacionales en cuanto al uso del espacio, los marcajes se han realizado en primavera, verano y otoño, es decir, en todo el periodo de actividad de los murciélagos. El seguimiento se ha llevado a cabo en varias fases puesto que la duración máxima de los emisores era de dos meses.

Puesto que la colonia de Doñana es relativamente reciente y muchos individuos desaparecen durante largos periodos de tiempo, el estudio detallado acerca del uso de los territorios de refugio se llevó a cabo en el Parque de María Luisa, Sevilla, con el fin de más adelante poder aplicar los resultados allí obtenidos a la colonia del Parque Nacional de Doñana. Tras la liberación de los murciélagos radiomarcados, los árboles concretos en los que éstos se refugiaban fueron localizados durante todos los días mientras duró la señal de los radioemisores, mediante el método "homing in", con la ayuda de una antena Yagi de tres elementos manual. Los individuos radiomarcados fueron seguidos desde el día siguiente a su liberación hasta que se perdía la señal por consumo de la pila o hasta que se desprendía el collar, durante el mayor número de días y noches posibles. Para más detalles de la metodología utilizada en el estudio de uso de refugios ver POPA-LISSEANU *et al.* (in press).

En cuanto al uso de las áreas de caza, se determinaron las rutas de desplazamiento y de caza de los murciélagos mediante la escucha simultánea en tres estaciones de seguimiento, distantes una o unas pocas decenas de kilómetros entre sí, que permanecían fijas durante toda la noche. El rumbo de cada murciélago se tomaba a intervalos fijos de 5 ó 10 minutos con el fin de evitar auto-correlación entre los datos. Debido a la alta

movilidad de los murciélagos no era posible seguirlos con un vehículo mediante un equipo móvil, por lo que se triangulaba al día siguiente la posición de los animales mediante los rumbos tomados simultáneamente desde las tres estaciones. El análisis espacial se llevó a cabo en colaboración con el Departamento de Biología de la Conservación de la Universidad de Berna (Suiza).

La existencia o no de estacionalidad en cuanto a las áreas de campeo se realizó únicamente para la población de Sevilla, puesto que el seguimiento se realizó durante la primavera, verano y otoño. Se testó utilizando individuos concretos que habían sido radioseguidos durante un periodo que englobaba dos estaciones seguidas.

Para resolver si existía territorialidad a nivel de colonia en las áreas de caza se utilizó sólo la población de Sevilla puesto que sólo ahí disponíamos de un número suficiente de individuos, pertenecientes a varias colonias.

Para determinar hábitats de caza preferentes, se seleccionaron cuatro categorías de hábitat: urbano, ribereño o de marisma, boscoso, y abierto o cultivado. Éstas fueron creadas mediante ArcView GIS a partir del mapa digital de usos de suelo del Sistema de Información Ambiental de Andalucía (SINAMBA). Para más detalles de la metodología utilizada en el estudio de áreas de campeo y selección de hábitats ver POPALISSEANU (2007).

Con motivo de determinar la eficacia de la instalación de refugios artificiales para la conservación del nóctulo gigante, y establecer sus preferencias, se han instalado diversos modelos de cajas-refugio. Entre ellos se encuentran 13 cajas de corcho, 10 de pequeño tamaño diseñadas para individuos solitarios o como refugios de apareamiento, y 3 de gran tamaño para agrupaciones de hembras y colonias de cría, en las proximidades del Palacio de Doñana, la mayoría de ellas sobre eucaliptos. Adicionalmente, se han colocado 2 cajas de corcho grandes (para colonias) sobre palmeras del género *Washingtonia* en el Palacio de Las Marismillas. Las cajas de corcho han sido

fabricadas para este objetivo concreto en base al conocimiento que existe sobre preferencias en cuanto a refugios artificiales por murciélagos forestales. En el Palacio de Doñana se han instalado además 14 cajas de fibrocemento fabricadas por la casa Schwegler de Alemania, 5 de ellas del modelo 2FN (pequeñas), 6 del modelo 2F (grandes), dos cajas de hibernación modelo FW, y una caja plana del modelo FF. Estas cajas han sido utilizadas con éxito en Alemania para la reubicación de murciélagos forestales (KERTH & KÖNIG 1996, 1999); el modelo 2FN se ha testado también en nuestro país con muy buenos resultados, en concreto en Pamplona, donde las poblaciones de nóctulo mediano (especie muy próxima al nóctulo gigante) se ven seriamente amenazadas por la tala masiva de árboles viejos en la ciudad (J.T. Alcalde, comunicación personal). Algunas cajas adicionales se han instalado también en el Parque de María Luisa, Sevilla, y en el Parque Zoológico de Jerez, puesto que aquí las poblaciones de nóctulo gigante están más consolidadas y podrían por tanto aportar resultados a más corto plazo para ser posteriormente aplicados en el Parque Nacional de Doñana.

Hemos podido observar que el nóctulo gigante es una especie excepcionalmente sensible a las molestias y que abandona su refugio con frecuencia ante una pequeña perturbación. Por ello fue necesario plantear un método de evaluar el uso de las cajas-refugio sin provocar molestias a los animales como los que ocasionábamos con la revisión de las cajas. Así, y aunque no estaba previsto en el plan inicial del proyecto, decidimos utilizar un sistema de marcaje y lectura automática de transponders basándonos en los excelentes resultados obtenidos en Alemania con otras especies de murciélagos forestales (KERTH & KÖNIG 1996, 1999). De este modo se marcó a todos los individuos capturados mediante transponders de la marca Trovan inyectados subcutáneamente a la altura de los omóplatos. Cada transponder presenta un código único de 10 dígitos que identifica al individuo. Dos lectores automáticos de transponders (modelo LID 650, Trovan) fueron acoplados a dos de las cajas para colonias de cría de los alrededores del Palacio de

Doñana. Se han fabricado sendas antenas rectangulares que se han acoplado a la abertura de cada caja, de tal forma que los animales están obligados a atravesarlas cada vez que entran o abandonan el refugio, registrándose en el lector automático el código identificador del murciélago y la fecha y la hora de la lectura. Esto no sólo permitió realizar un seguimiento de la utilización de las cajas sin molestar a los murciélagos, sino también determinar pautas diarias de actividad desconocidas hasta la fecha.

### **Ecología trófica: evaluación de la dieta por isótopos estables y estudio de la estrategia de caza**

Puesto que nuestra hipótesis de partida es que nos estaríamos enfrentando a un ejemplo de carnivoría estacional (el cambio de dieta de insectos a pájaros ocurre en los periodos del año en que existe migración de paseriformes), planteamos un estudio a lo largo de un ciclo anual completo para observar si existen cambios en las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno que reflejen los momentos de este cambio en la dieta. Para ello, durante el año 2003 se tomaron muestras de sangre (unos 100 µl) durante todos los meses de actividad de los murciélagos (es decir, exceptuando los de invierno), extraídas de los nódulos capturados en Doñana, Sevilla y Jerez. Para confirmar que el patrón anual se repetía en años diferentes, se tomaron nuevamente muestras en el año 2004, esta vez no a lo largo de todos los meses sino en tres momentos concretos correspondientes a las tres estaciones de actividad: primavera, verano y otoño. Así mismo, se tomaron muestras de sus presas potenciales, insectos ( $N = 80$ , incluyendo todos los taxones identificados en heces de nódulo gigante en Italia; DONDINI & VERGARI 2000) y músculo de paseriformes migratorios ( $N = 21$ ) muertos accidentalmente en el entorno de Doñana. Nuestra predicción era que los valores de isótopos en sangre de los murciélagos reflejarían una dieta sólo insectívora en verano, y una dieta parcialmente carnívora en primavera y fundamentalmente en otoño (época en que la densidad de migración en el sur de España alcanza su máximo nivel). Un requisito previo para testar estas hipótesis era que los valores isotópicos de las presas fueran distinguibles entre sí.

Los análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno se realizaron en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Estación Experimental del Zaidín (CSIC, Granada). Para más detalles de la metodología utilizada en el estudio de dieta mediante isótopos estables ver POPA-LISSEANU *et al.* (2007).

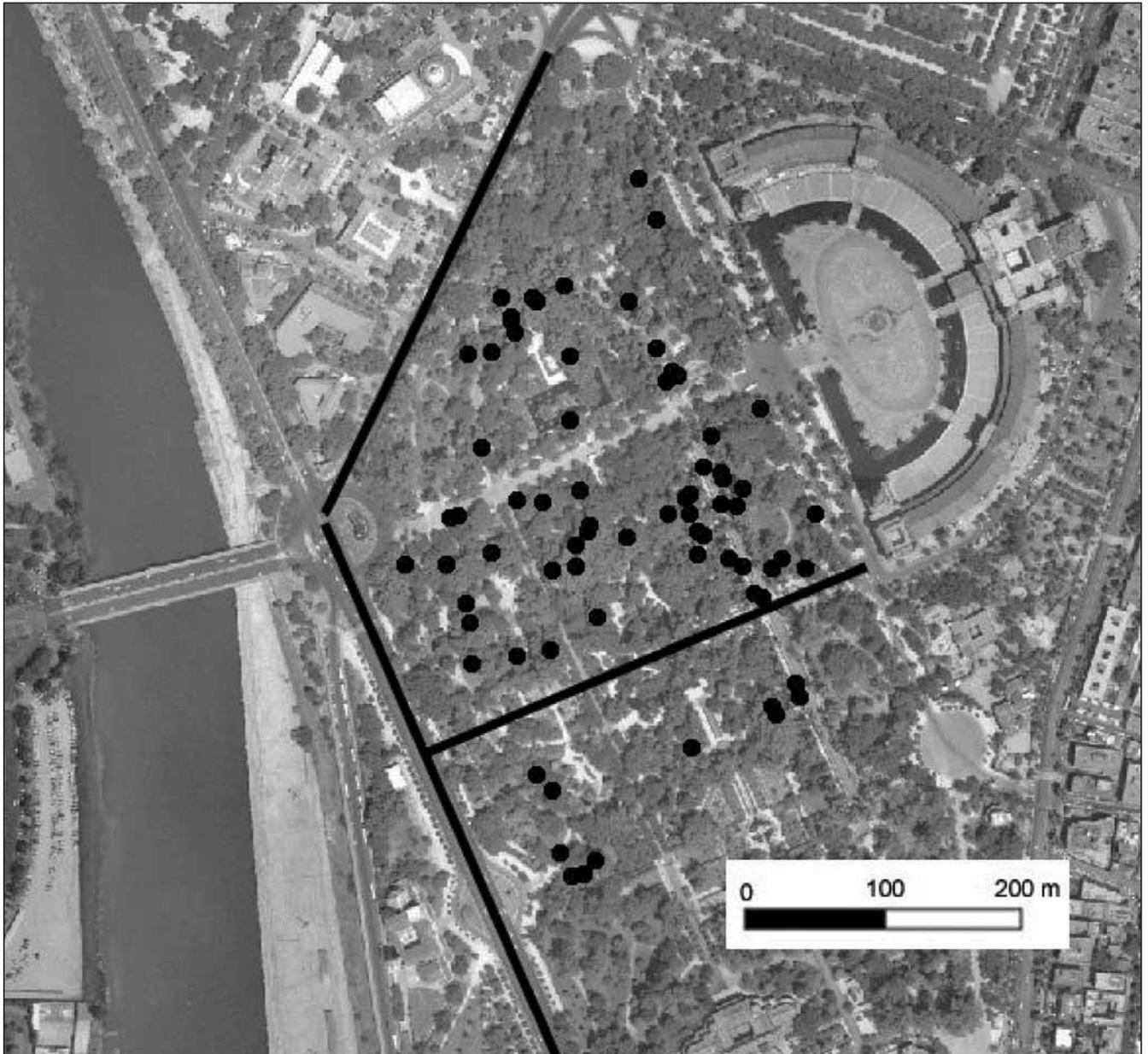
El radar "Superfledermaus" es una dirección de tiro de origen militar que desde 1968 ha sido adaptada para una nueva función a manos del Instituto Ornitológico Suizo: el estudio de la migración de las aves (BRUDERER 1969, 1971, 1999). Este radar permite el seguimiento de objetivos individuales del tamaño de un gorrión a distancias de 3 km. Inspirándonos en los avances conseguidos por este grupo de investigación acerca del conocimiento sobre el vuelo de las aves, perseguimos con éxito la adquisición por la Estación Biológica de Doñana de uno de estos radares, obteniendo así una herramienta con la que pretendíamos obtener secuencias de vuelo del nódulo gigante para estudiar sus características de vuelo, así como su comportamiento de caza. Se realizaron cuatro campañas de seguimiento en el Parque Nacional de Doñana: en otoño de 2004 para familiarización con la técnica, y en primavera, verano y otoño del 2005 (unos tres meses en total) para la toma de datos.

Para más detalles de la metodología utilizada en el estudio de la estrategia de caza mediante radar ver BRUDERER & POPA-LISSEANU (2005) y POPA-LISSEANU (2007).

## **RESULTADOS**

### **Ecología espacial**

Los individuos de la colonia de Sevilla regresaban todas las mañanas al Parque de María Luisa, donde utilizaron los refugios situados en 73 árboles diferentes (Fig. 1), pero siempre dentro de los límites del parque urbano. A través de un análisis de clusters, pudimos comprobar que la población estaba compuesta por tres grupos sociales diferenciados (Fig. 2), cada uno de los cuales utilizaba 20-40 refugios distintos, entre los cuales los miembros del grupo social alterna-



**Figura 1.** Fotografía aérea del Parque de María Luisa mostrando los 73 árboles usados como refugio por los nótulos gigantes radioseguídos en 2003-2004. Las líneas negras representan caminos y se señalan para facilitar la orientación en la figura 3.

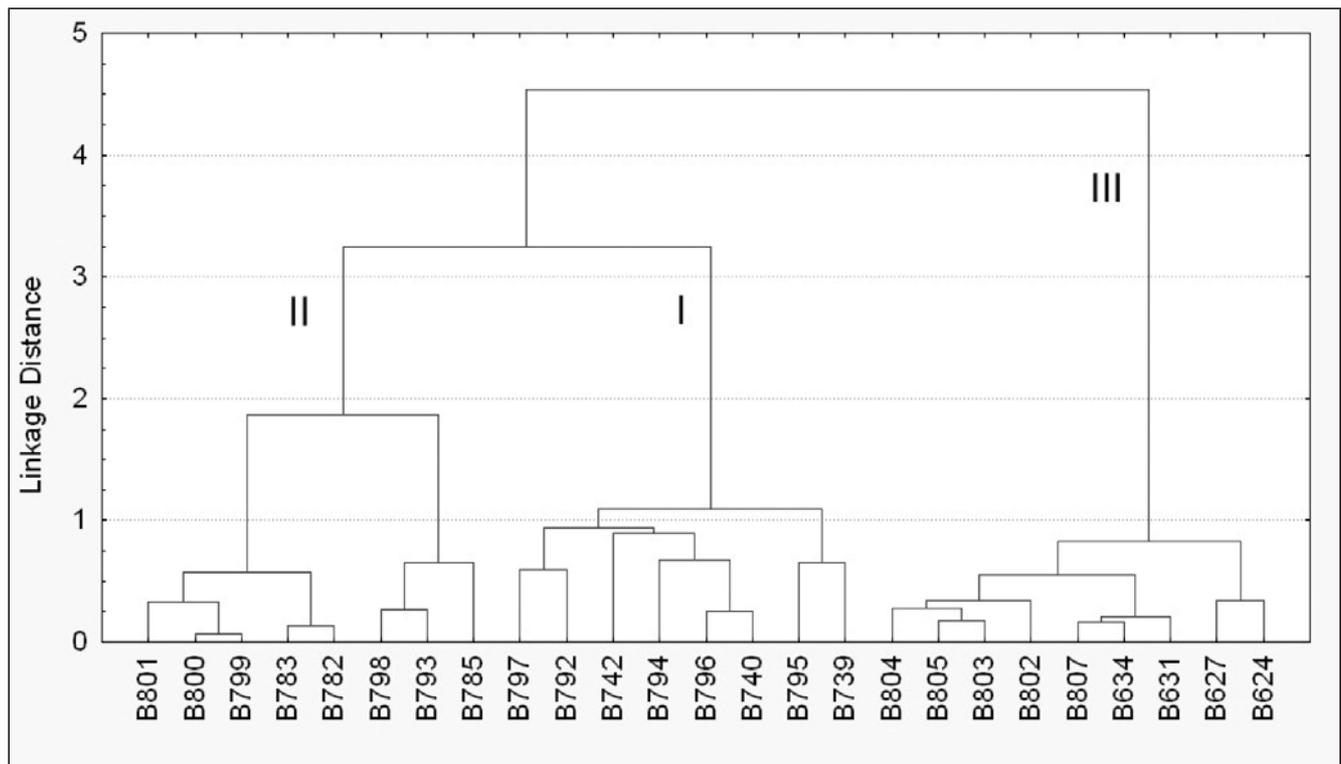
**Figure 1.** Aerial photograph of the María Luisa park showing the 73 trees used for day roosting by giant noctule bats radiotracked in 2003 - 2004. Black lines represent roads and are highlighted to facilitate orientation in fig. 3.

ban, formando pequeños subgrupos. Las áreas de refugio de cada grupo social también presentaban segregación espacial (Fig. 3).

Por el contrario, los individuos de la colonia de Doñana poseían refugios en zonas muy alejadas al Palacio de Doñana. Solo pudimos identificar dos refugios fuera del pequeño bosque de eucaliptos en donde hicimos el marcaje, y ambos se encontraban en palmeras del Zoo-Botánico de

Jerez. Las escasas ocasiones que contactamos los murciélagos al anochecer en la provincia de Cádiz indican la existencia de refugios en otros puntos de la provincia incluido el Parque Natural de Los Alcornocales (Fig. 5).

Un mapa del área de estudio, con los hábitats principales considerados y las estaciones desde las que se hacía el radioseguimiento, se muestra en la Fig. 4. Los desplazamientos nocturnos de



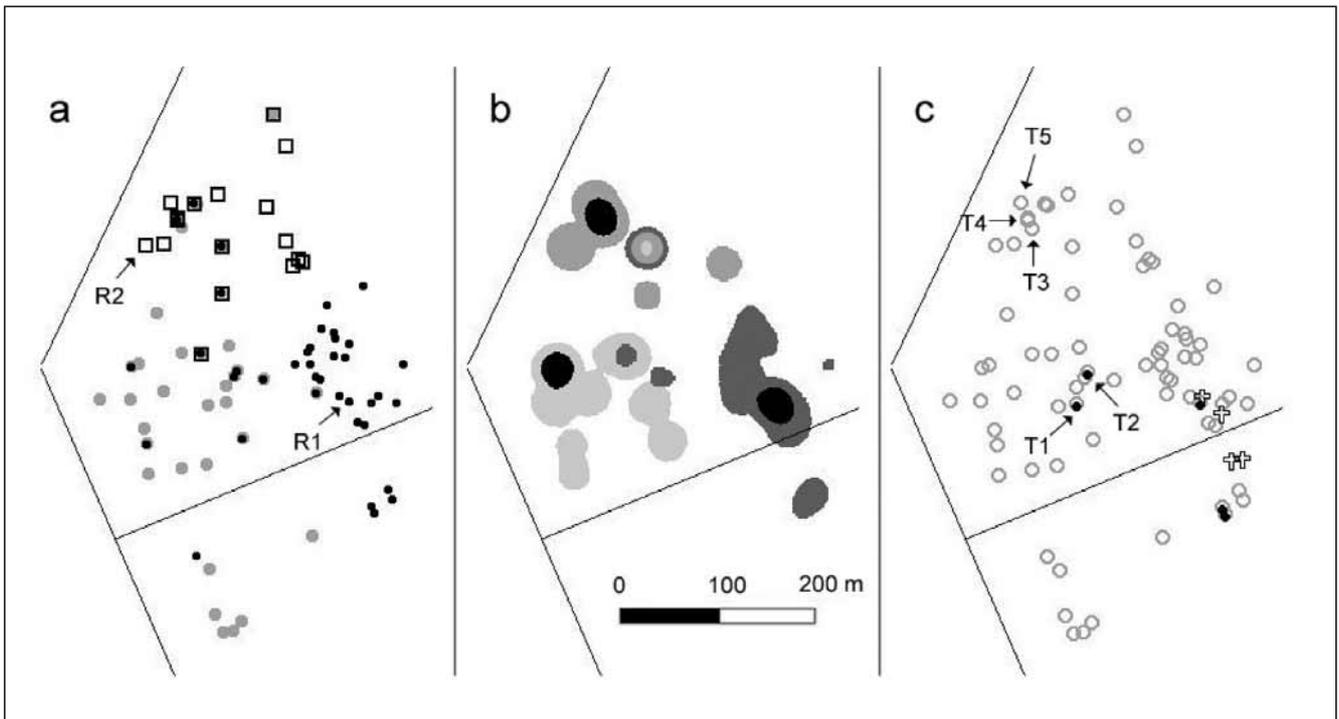
**Figura 2.** Resultado del análisis de clusters (método de Ward) para los 25 murciélagos radioseguidos (2003-2004), revelando tres sub-unidades principales (grupos sociales I, II y III). Los murciélagos se han agrupado atendiendo al grado de similitud en el uso de los árboles-refugio.

**Figure 2.** Results of cluster analysis (Ward's method) for the 25 bats intensively radiotracked (2003 – 2004) revealing three main sub-units (social groups I, II and III). Bats are assembled together depending on the degree of similarity in their use of roost trees.

los murciélagos de Doñana resultaban por lo general bastante más largos que los de los individuos de Sevilla (Fig. 5). No podemos distinguir cuándo los animales realizaban desplazamientos para dirigirse a otra zona de refugios y cuándo se encontraban cazando; es necesario tener este hecho en cuenta a la hora de comparar el tamaño del área de campeo de las dos colonias en base a las rutas trazadas mediante radioseguimiento. Para la colonia de Sevilla, observamos que había una variación estacional en el uso del espacio: así, durante la primavera los murciélagos se movían en un radio de unos 20 km alrededor de la ciudad de Sevilla, mientras que en verano y otoño este radio se amplió a unos 60 km, fundamentalmente hacia el sur en torno a las marismas del Guadalquivir (Fig. 6). El aumento en las áreas de campeo resultó estadísticamente significativo al comparar la diferencia entre los recorridos de primavera y verano para siete murciélagos que pudieron ser seguidos en ambos periodos en el año 2004. Los individuos

de la colonia de Doñana eran más difíciles de seguir debido a sus grandes desplazamientos; así, hemos podido documentar el caso concreto de un murciélago que recorrió más de 120 km en una noche (Fig. 5). No se detectó territorialidad en cuanto a las áreas de caza para las diferentes colonias de Sevilla. Para los murciélagos de Sevilla, el hábitat más utilizado durante sus excursiones nocturnas fue el ribereño o de marisma (frente a hábitat boscoso y zonas abiertas), exceptuando el hábitat urbano por el que necesariamente han de atravesar para llegar a las zonas de campeo.

Hasta el momento, los nótulos sólo han ocupado de forma más o menos permanente una de las cajas de corcho de tamaño grande (para colonias de cría) situadas en la cercanía del Palacio de Doñana. Allí se instaló en la primavera pasada, por tercer año consecutivo, un grupo de hembras que criaron, pero pronto abandonaron el refugio con sus crías. Durante un corto espa-



**Figura 3.** Distribución de refugios en el Parque de María Luisa. (a) Árboles usados como refugio por los tres grupos sociales; puntos negros: grupo social I; cuadrados negros: grupo social II; círculos grises: grupo social III. Las flechas indican la posición de los dos lectores automáticos. (b) Áreas de refugio de los tres grupos. Gris oscuro: 95% kernel del grupo I; gris medio: 95% kernel del grupo II; gris claro: 95% kernel del grupo III; negro: 50% kernel de cada grupo. (c) Árboles-refugio usados por dos murciélagos seguidos en 1992. Puntos negros: árboles aún utilizados en 2003-2004; cruces: árboles cortados. Los árboles caracterizados en 2003-2004 se muestran como puntos grises. T1 y T2 representan árboles usados en la actualidad por el grupo social III. Los caminos marcados en la figura 1 se representan como líneas para facilitar la orientación.

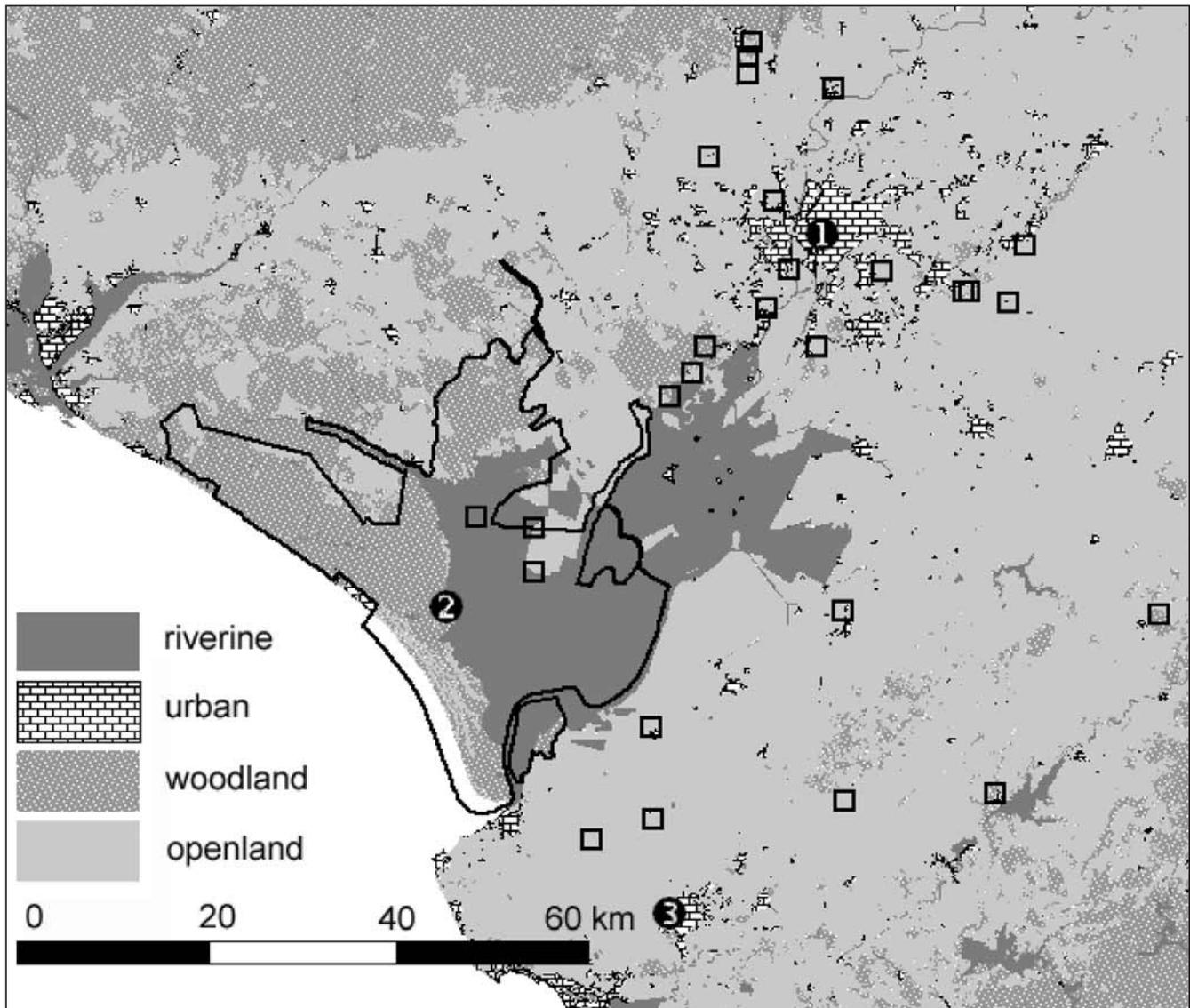
**Figure 3.** Distribution of roosts in the María Luisa park. (a) Trees used for roosting by three social groups; black dots: social group I; black squares: social group II; grey circles: social group III. Arrows indicate the position of the two automatic reading devices. (b) Roosting areas of the three groups. Dark grey: 95% kernel of group I; middle grey: 95% kernel of group II; light grey: 95% kernel of group III; black: 50% roosting areas of each group. (c) Trees used for roosting by two bats radiotracked in 1992. Black dots: trees still used in 2003 – 2004; crosses: trees that have been felled. Roost trees characterized in 2003 – 2004 are shown as grey dots for comparison. T1 and T2 represent trees later used by social group III. Roads marked in fig. 1 are represented as lines for aiding orientation.

cio de tiempo (un par de semanas) estuvo ocupada también una caja de cemento grande (2F) por unas pocas hembras con sus crías. Del resto de las cajas-refugio, la mayoría de ellas están habitadas por murciélagos enanos (*Pipistrellus pygmaeus*). En una caja de corcho pequeña se localizó un individuo aislado al final del verano. Posiblemente se trataba de un macho en celo.

El sistema de lectura automática de transponders nos ha permitido averiguar cuáles son los individuos que frecuentan la caja de corcho en la que está instalada la antena. Así, hemos podido constatar la visita casi continua a lo largo de todo el año (exceptuando los meses de invierno) de un macho, que comparte refugio con las hembras y las crías en época de cría, y se queda en el

refugio cuando la colonia de cría se ha disuelto, en la época del celo y del apareamiento. En este periodo el macho fue visitado por una hembra también marcada nacida en el 2003.

Este sistema, unido a los resultados del radioseguimiento, nos ha permitido también comprobar que la colonia del Parque Nacional de Doñana presenta la misma estructura social que la del Parque de María Luisa: la colonia estaría compuesta por un número de individuos mayor de los que cabrían en un único refugio, con lo que cada día se encontraría esparcida en pequeños grupos, que al caer la noche se disgregarían, entremezclándose de nuevo los individuos en refugios diferentes al terminar la actividad nocturna. A pesar de que el resto de las cajas no han



**Figura 4.** Mapa del área de estudio mostrando las tres poblaciones conocidas de nótulo gigante (1: Parque de María Luisa, Sevilla; 2: caja-refugio del Parque Nacional de Doñana, Huelva; 3: Parque Zoológico de Jerez de la Frontera, Cádiz), las estaciones de radioseguimiento (cuadrados) desde las que se tomaron los rumbos, y los límites de las zonas protegidas de Doñana (línea negra).

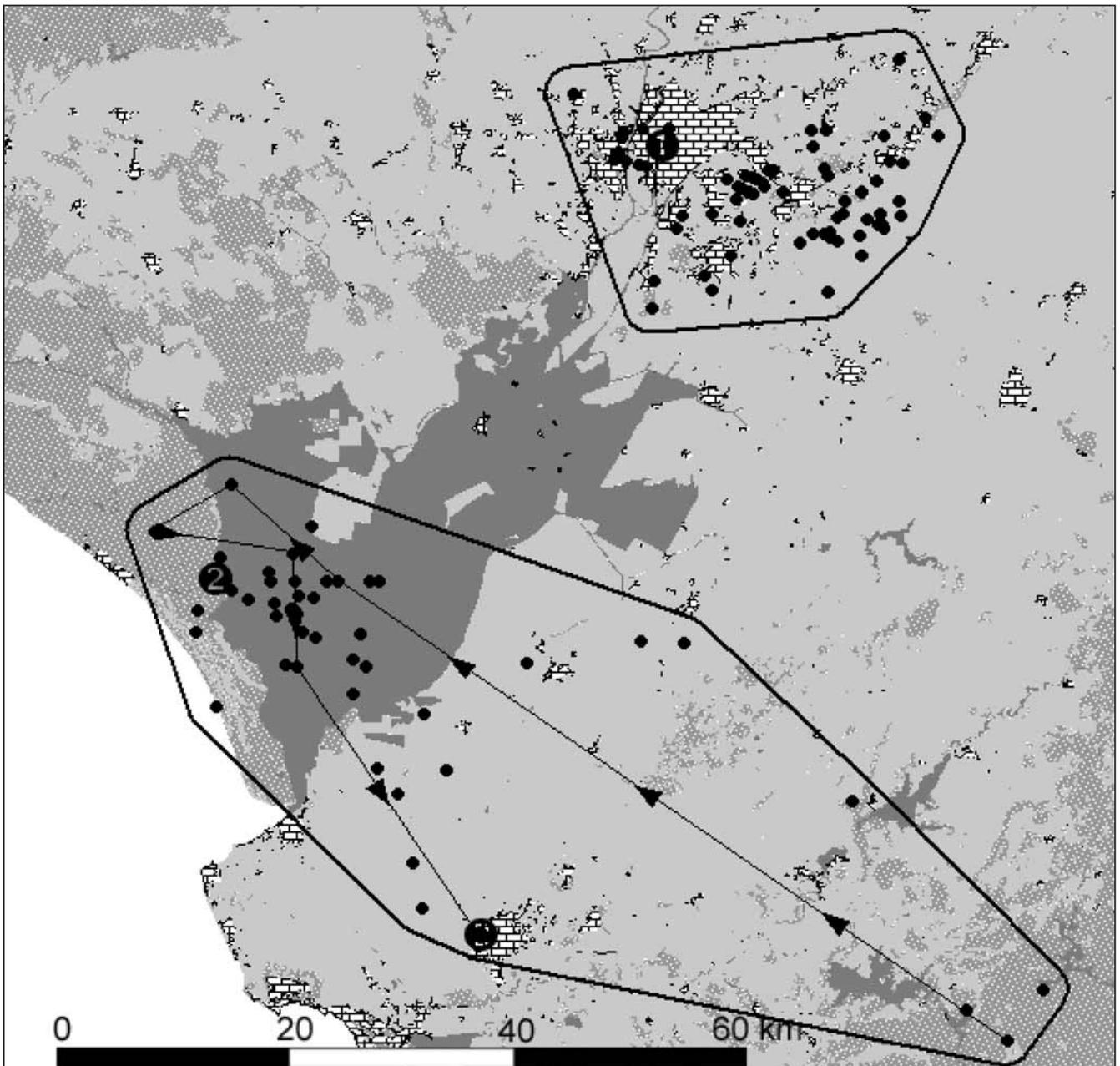
**Figure 4.** Map of the study area showing the three known giant noctule roosting sites (1: María Luisa park in Seville; 2: bat box in the Doñana National Park, Huelva; 3: Zoological Gardens in Jerez de la Frontera, Cádiz), the radiotracking stations (empty squares) from which bearings were taken and the limits of the Doñana National Park and protected surroundings (black line).

sidó aún ocupadas por la colonia (a excepción de la breve estancia en una caja de cemento, que ya hemos comentado), hemos descubierto otro refugio en una gran grieta en el tronco de un eucalipto a unos 30 metros de la caja de corcho ocupada. Algunos de los individuos marcados con transponders en la caja de corcho fueron detectados en esta grieta con la ayuda de un lector de mano. Puesto que muchas veces los individuos seguidos mediante radiotracking desaparecían de la zona y perdíamos la señal, y al cabo de los días regresa-

ban, esta colonia debe realizar intercambios entre refugios muy distantes entre sí (hasta decenas de kilómetros, puesto que algunos individuos se localizaron en palmeras en Jerez).

### Ecología trófica

Evaluación de la dieta por isótopos estables. Los valores isotópicos en las presas potenciales resultaron significativamente distinguibles entre sí. Como esperábamos, encontramos un efecto esta-

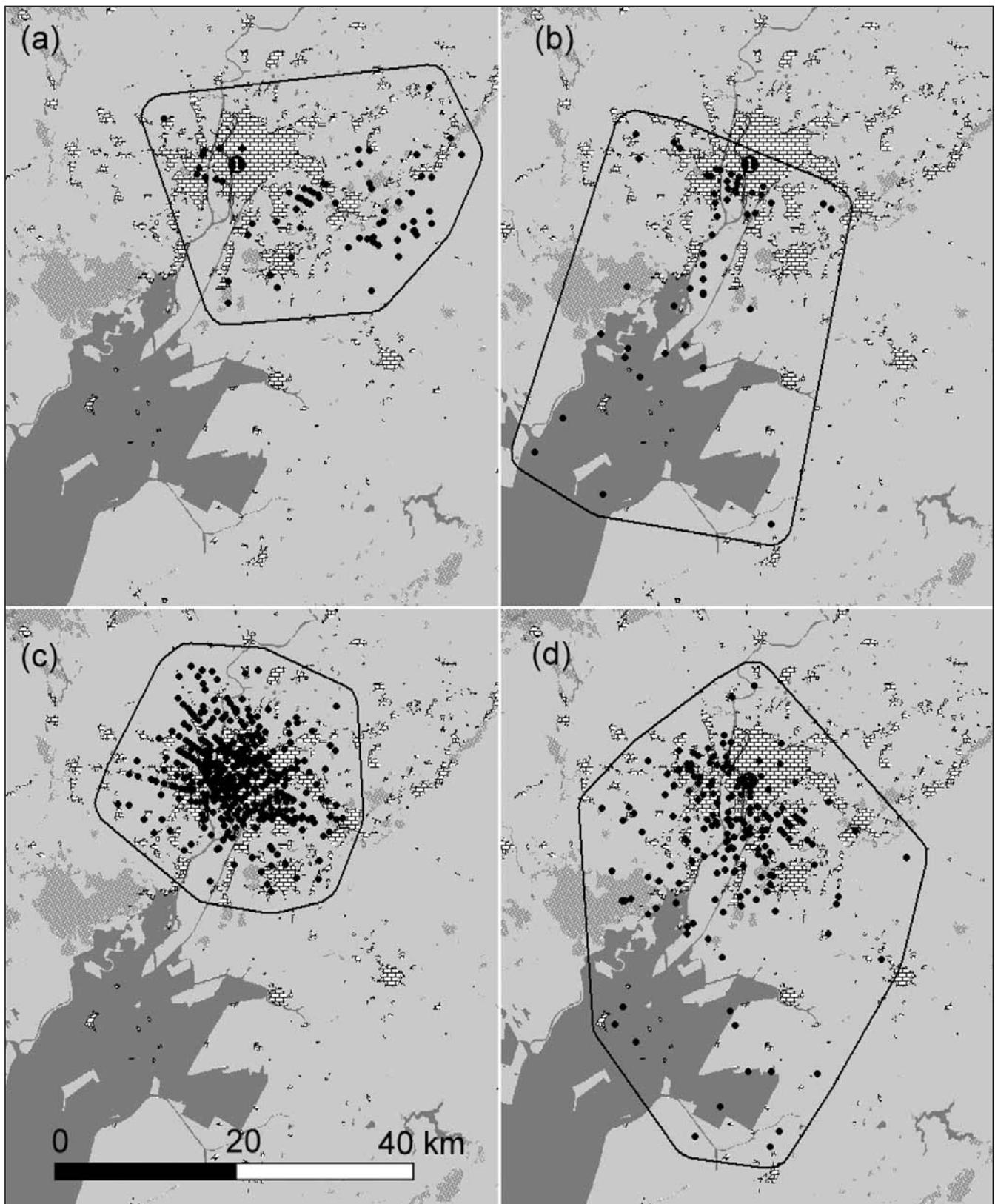


**Figura 5.** Áreas mínimas de actividad de nótulos gigantes radioseguídos en verano 2003, definidos por los mínimos polígonos convexos incluyendo todas las localizaciones, con un buffer de 2500 m. El polígono superior representa la población de Sevilla ( $N = 3$ ); el polígono inferior designa la población de Doñana ( $N = 4$ ). Las localizaciones se muestran como puntos negros. La línea con flechas representa la trayectoria del murciélago B705 la noche del 14.07.2003.

**Figure 5.** Minimum activity ranges of giant noctule bats radiotracked in summer 2003, defined by the MCP encompassing all locations, buffered by a distance of 2500 m. Upper polygon represents the Seville population ( $N = 3$ ); lower polygon designates the Doñana population ( $N = 4$ ). Locations are shown as black dots. The arrowed line shows the trajectory of bat B705 the night of 14.07.2003.

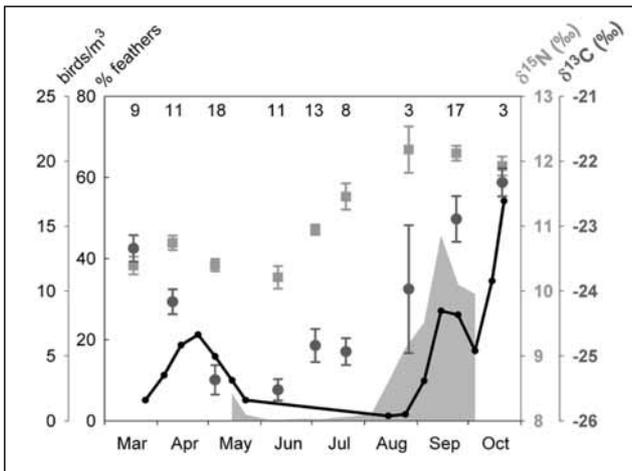
cional significativo en las firmas isotópicas tanto de ambos elementos en conjunto (MANOVA: Wilk's lambda = 0.25,  $P < 0.001$ ) como de carbono y nitrógeno por separado (ANOVA;  $\delta^{13}\text{C}$ :  $F = 43.24$ ,  $P < 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F = 61.85$ ,  $P < 0.001$ ). Comparaciones post-hoc dos a dos mostraron que las tres estaciones diferían en cuanto a sus valores

de  $\delta^{13}\text{C}$ , mostrando el otoño el valor más alto seguido de la primavera. Para el  $\delta^{15}\text{N}$ , el otoño difería significativamente de las otras dos estaciones, las cuales mostraban valores medios más bajos. Estos resultados reflejan un marcado cambio en los hábitos tróficos durante el otoño y un cambio moderado en primavera. Además, ambos isó-



**Figura 6.** Localizaciones puntuales y áreas de actividad para los nóctulos gigantes de Sevilla; (a) verano 2003 ( $N = 3$ ); (b) otoño 2003 ( $N = 3$ ); (c) primavera 2004 ( $N = 14$ ); (d) verano 2004 ( $N = 7$ ).

**Figure 6.** Point locations and activity ranges of giant noctules from Seville; (a) summer 2003 ( $N = 3$ ); (b) autumn 2003 ( $N = 3$ ); (c) spring 2004 ( $N = 14$ ); (d) summer 2004 ( $N = 7$ ).

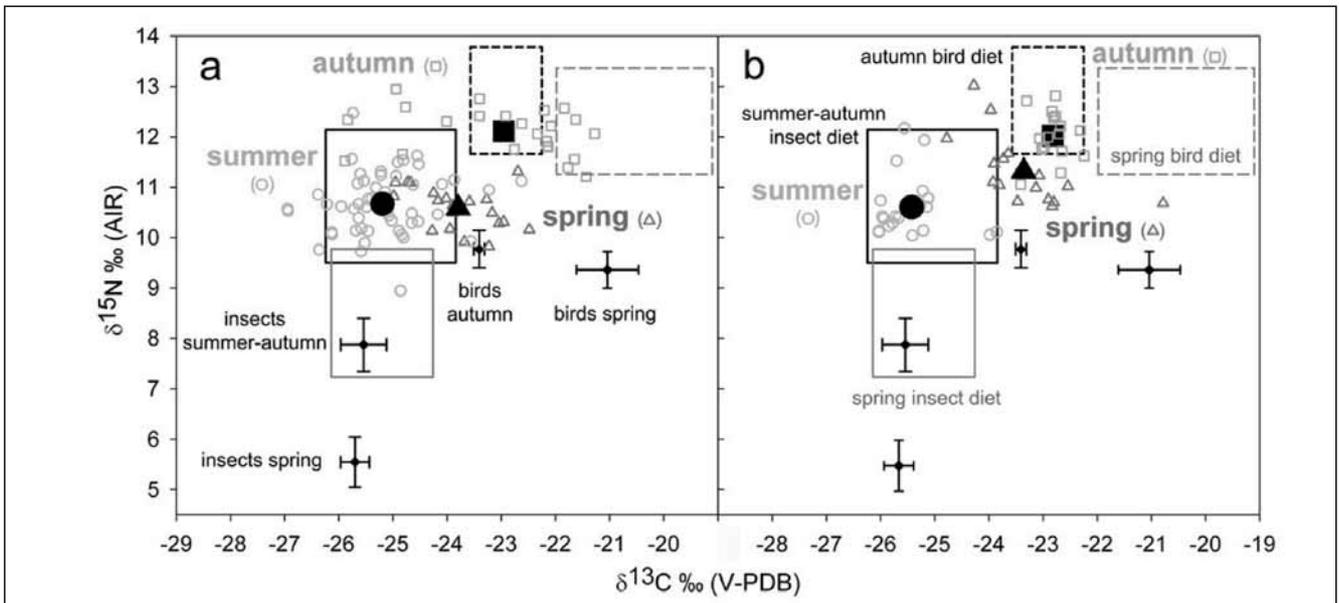


**Figura 7.** Variación estacional en la composición isotópica de la sangre de *Nyctalus lasiopterus*: medias  $\pm$  SE para  $\delta^{13}\text{C}$  (círculos violetas) y  $\delta^{15}\text{N}$  (círculos naranjas) para cada muestreo. La línea negra representa la densidad de migración nocturna de pequeños passeriformes seguidos con radar en el sur de España (BRUDERER & LIECHTI 1999). El área sombreada muestra la proporción de plumas encontradas en las heces de *Nyctalus lasiopterus* (IBÁÑEZ *et al.* 2001).

**Figure 7.** Seasonal variation in isotopic composition of blood of *Nyctalus lasiopterus*. Means  $\pm$  SE for  $\delta^{13}\text{C}$  (purple circles) and  $\delta^{15}\text{N}$  (orange squares) for each sampling event are given. Numbers at the top of the figure designate sample size. The black line indicates nocturnal migration density of small passerines tracked by radar in southern Spain (BRUDERER & LIECHTI 1999). The shaded area represents proportion of feathers found in faecal pellets of *Nyctalus lasiopterus* (IBÁÑEZ *et al.* 2001).

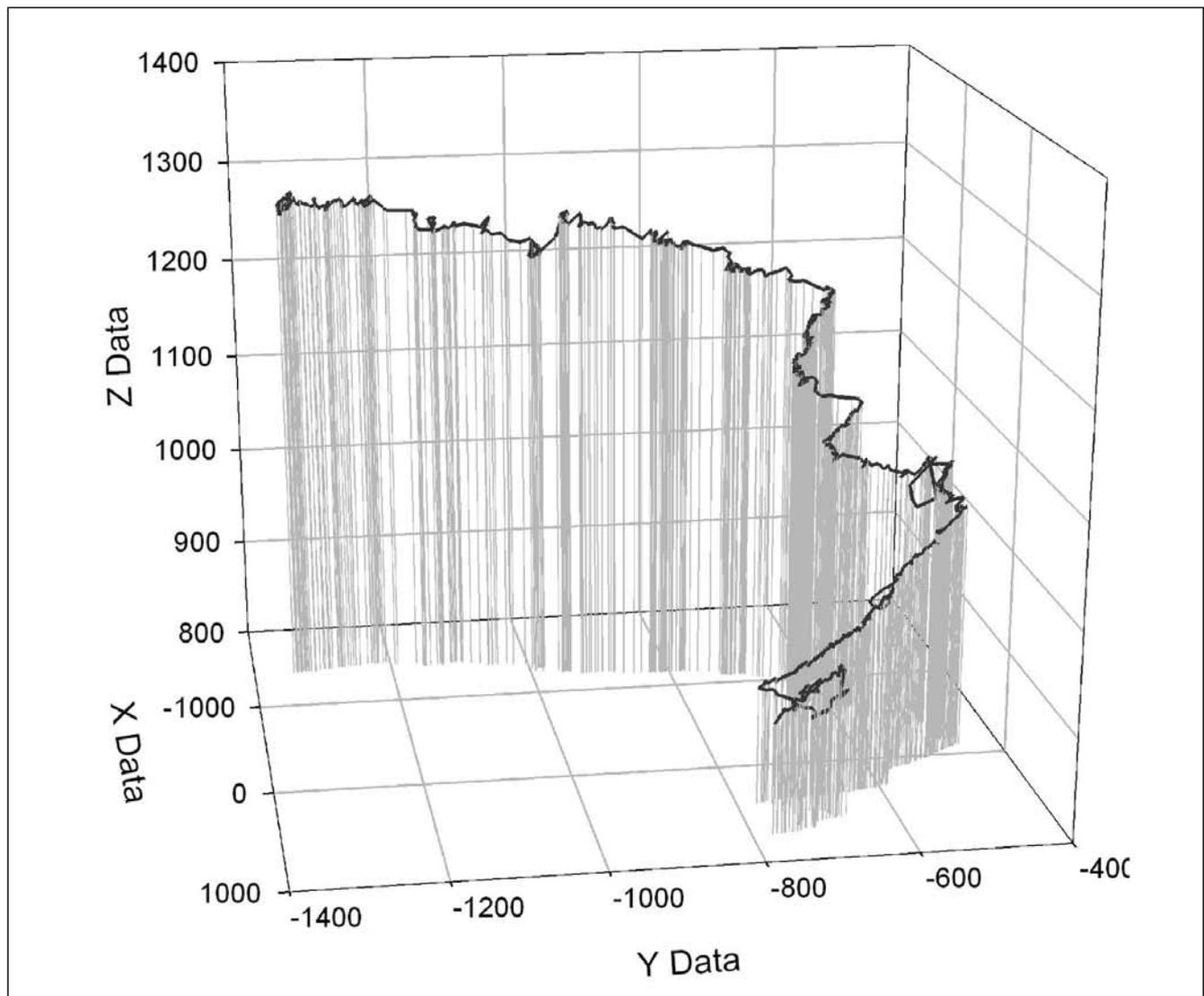
topos presentan una variación estacional clara (Fig. 7) que se ajusta bastante al patrón de migración de las aves (obtenido de BRUDERER & LIECHTI 1999), así como a la cantidad de plumas que aparecen en las heces de los murciélagos (IBÁÑEZ *et al.* 2001). En otoño, los valores de isótopos estables en la sangre de los murciélagos se

corresponden con los valores teóricos de una dieta exclusiva a base de pájaros. En primavera, los valores isotópicos de la sangre se encuentran entre los predichos para una dieta insectívora y una a base de pájaros. En verano, época sin migración, los valores se encuadran dentro de una dieta teórica a base de insectos exclusivamente (Fig. 8).



**Figura 8.** Valores isotópicos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) en la sangre de los murciélagos en 2003 (a) y en 2004 (b). Los símbolos pequeños huecos representan muestras individuales; los negros grandes muestran valores medios del grupo (estaciones en colores diferentes). Valores medios ( $\pm$  SE) para las presas potenciales se muestran como rombos pequeños con barras de error bidireccionales (leyenda en 8a). Las cajas representan el rango de valores esperados, considerando 99% CI para las presas y teniendo en cuenta los factores de fraccionamiento en la sangre de murciélagos para una dieta insectívora (líneas sólidas) o a base de pájaros (líneas entrecortadas) en primavera (líneas grises), verano y otoño (líneas negras, leyenda en 8b).

**Figure 8.** Stable isotope values ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) found in bat blood in 2003 (a) and 2004 (b). Individual samples are depicted by small, empty symbols in color, whilst large black symbols show corresponding average group values (seasons are shown with different colours; labelling on both graphs). Mean ( $\pm$  SE) values for potential prey are also shown as small diamonds with bi-directional error bars (labels in 8a). Boxes represent the range of expected values, considering 99% CI for prey and accounting for fractionation factors in the blood of bats that would mirror a pure invertebrate diet (full frames) or a pure bird diet (dashed frames) in spring (grey frames), summer and autumn (black frames, labels in 8b).



**Figura 9.** Trayectoria de vuelo para un nótulo gigante identificado con radar, mostrando frecuentes cambios de dirección así como giros rápidos. La dirección de la cabeza era opuesta al viento, reduciendo la velocidad efectiva con respecto al suelo del murciélago. La dirección efectiva era perpendicular a la dirección media de migración de passeriformes pequeños.

**Figure 9.** Flight path of radar-identified giant noctule bat showing frequent direction changes as well as numerous rapid turns. The heading direction was opposed to the wind, reducing the ground speed of the bat. Ground direction was perpendicular to the mean direction of migration for small passerines.

### Estrategia de caza.

En 2005, durante las tres estaciones, se registraron 14 secuencias de vuelo que pudieron ser identificadas como pertenecientes a nótulos gigantes, de 7164 secuencias totales. Se detectaron los murciélagos volando a una altura de hasta 1700 m; en el rango de alturas entre 1000 y 1500 m se concentraba la mayor densidad de passeriformes pequeños durante su migración nocturna. Los murciélagos seguían trayectorias curvas o escalonadas de tal

forma que su dirección de vuelo cortaba la dirección de migración (Fig. 9).

## DISCUSIÓN

En el estudio detallado del uso de refugios en el Parque de María Luisa, Sevilla, pudimos constatar la existencia de tres grupos sociales, o colonias, dentro de la misma población de nótulo

gigante, según el uso que hacían de los refugios. Así, determinamos que este murciélago forma sociedades de fisión fusión, en las que los individuos se encuentran cada día dispersos en múltiples árboles-refugio, pero a través del cambio frecuente de refugio y el remezclado de individuos se mantiene la cohesión del grupo social. Este tipo de sociedad ha sido descrita ya en otras especies de murciélagos arborícolas (KERTH & KÖNIG 1999; O'DONNELL 2000; WILLIS & BRIGHAM 2004). Cada una de las tres colonias usaba múltiples árboles situados en una zona concreta del Parque de María Luisa, de tal forma que había tres áreas de refugios definidas. En las fronteras entre estas áreas existía cierto solapamiento, demostrando que los bordes entre territorios constituyen zonas de conflicto. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de que los murciélagos arborícolas como el nótulo gigante necesitan disponer de un gran número de refugios para cada colonia, y practican un intercambio frecuente de refugio con el fin de poder mantener la cohesión social de la colonia, cuyo tamaño no cabe en un solo refugio. Repitiendo este proceso muchas veces, todos los murciélagos de la colonia podrían entrar en contacto unos con otros, a pesar de que el tamaño de la colonia excediera la capacidad de un único refugio. Asimismo, la alternancia de refugios serviría para preservar el conocimiento de un gran número de refugios necesarios para la supervivencia de la colonia, así como para defenderlos de grupos sociales vecinos. De esta forma, cada colonia controla una gran cantidad de árboles (entre 20 y 40) entre los que sus individuos van alternando, en subagrupaciones variables, a lo largo del tiempo. Este curioso comportamiento les debe permitir beneficiarse de las ventajas de formar grupos sociales grandes venciendo las limitaciones de espacio de las cavidades concretas de árboles. Posiblemente cada gran colonia corresponda a una sociedad matrilineal, ya que las hembras jóvenes regresan en años siguientes a los refugios donde nacieron.

Probablemente este mismo comportamiento ocurre en la colonia de Doñana ya que los individuos allí encontrados no permanecían períodos largos en la caja original. Durante el periodo de estudio algunos de estos individuos han sido

encontrados en otros refugios de Doñana (eucalipto hueco y cajas) y en las palmeras del Zoo-Botánico de Jerez, sugiriendo que los núcleos de Jerez y Doñana son en realidad agrupaciones temporales de una misma colonia. Posiblemente esta colonia posea también refugios en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz), puesto que en muchas ocasiones los murciélagos radiomarcados de la colonia de Doñana desaparecían en esa dirección y tardaban varios días en regresar.

El nótulo gigante tiene además una capacidad excepcional de vuelo, siendo capaz de desplazarse distancias enormes, de hasta más de 100 kilómetros, para su campeo nocturno, en una sola noche, siendo habituales las zonas de caza localizadas a 40 km de sus refugios. Estas distancias son muy superiores a las conocidas para la mayoría de especies de murciélagos así como a las esperadas en base a modelos teóricos de morfología alar, que sugerirían unas distancias de desplazamiento de unos 25 km como máximo (JONES *et al.* 1995). La magnitud de los desplazamientos nocturnos depende fundamentalmente de la distribución de los recursos en el paisaje, tanto el alimento (zonas de caza) como los refugios. En este sentido, el Parque Nacional de Doñana es un territorio con una gran importancia como área de caza no sólo para los nótulos gigantes que utilizan refugios dentro de sus límites, sino también para poblaciones de localidades bastante lejanas, como Sevilla, Jerez e incluso Los Alcornocales en Cádiz. La magnitud de los desplazamientos nocturnos es variable a lo largo del año; así, el área de Doñana tiene mayor importancia como zona de caza en verano y en otoño. El significado de la variación estacional en el uso del territorio de campeo queda aún por esclarecer; sería interesante encontrar un modo de testar si puede existir una relación entre la ampliación de este territorio (extendiéndose hacia la marisma) y el cambio de dieta, puesto que el otoño es la época en la que se produce la máxima intensidad de migración de paseriformes sobre el sur de nuestro país. Por otro lado, estas diferencias pueden deberse a otros factores, como factores fisiológicos (por ejemplo influencia del estado reproductor) o escasez de alimento a medida que se acentúa la aridez durante el verano.

Las notables diferencias entre los murciélagos de Sevilla y Doñana en cuanto a territorio utilizado y por lo tanto a los desplazamientos realizados, sin duda se deben a las distintas disponibilidades de refugios. Los nóctulos de Doñana además de hacer desplazamientos para buscar alimento necesitan cambiar de refugio con una cierta periodicidad lo que les implica importantes desplazamientos ya que no hay refugios cerca.

Cuando ambos recursos (tróficos y refugios) están disponibles en una misma área los desplazamientos son mínimos (colonias del Parque de María Luisa en primavera). Esto indica que aunque esta especie tenga gran capacidad de vuelo los grandes desplazamientos pueden tener efectos negativos en la fitness.

La actual colonia de Doñana puede considerarse como una colonia incipiente pero es posible que en realidad sea el resto de una población estable que ocupó el área durante siglos antes de que fuera deforestada por el hombre. Consideramos que es conveniente consolidar esta pequeña colonia proporcionándole refugios artificiales alternativos que permitan cubrir las necesidades de cambio de refugio en la propia zona evitando los desplazamientos periódicos de varias decenas de km. Estos refugios artificiales serían funcionales mientras se consigue la recuperación de al menos una parte de la vegetación arbórea original que debe aportar en un futuro próximo los refugios naturales suficientes para mantener una población estable. Las poblaciones próximas a Doñana tienen importantes problemas de conservación ya que los árboles de los parques urbanos son podados y talados con frecuencia para evitar accidentes entre los viandantes (se han perdido el 50% de los árboles conocidos que eran utilizados por *N. lasiopterus* en el parque de María Luisa en 1992). Por tanto la consolidación de la colonia de Doñana contribuiría a asegurar el mantenimiento de las poblaciones de este murciélago en el sur de la península Ibérica.

El tiempo transcurrido desde que se instalaron los diferentes modelos de caja no ha sido suficiente para tener una idea clara de cual es el más adecuado para esta especie. Para averiguarlo es necesario un estudio a largo plazo de las cajas refugio insta-

ladas durante el proyecto así como de nuevos modelos que puedan diseñarse en base a los conocimientos adquiridos durante estos años.

Consideramos por tanto que la inspección y mantenimiento de las cajas refugio ya instaladas, así como la instalación de nuevos modelos, debe continuarse en los próximos años, puesto que esta medida serviría para facilitar el establecimiento definitivo de una población de nóctulo gigante en el Parque Nacional de Doñana. La mejora de técnicas de seguimiento no invasivas (como el uso de lectores automáticos de transponders) debería así mismo potenciarse.

Aún más peculiares resultan los hábitos alimenticios de esta especie. El estudio mediante análisis de isótopos estables demuestra que, contrariamente a otras hipótesis que se plantearon como la confusión de insectos por plumas flotantes en el aire durante sus sesiones de caza aérea, la ingesta de plumas por los murciélagos va acompañada de la ingesta de carne de pájaros. El nóctulo gigante es definitivamente una especie, la única conocida hasta ahora, capaz de explotar el extraordinario recurso trófico representado por los miles de millones de paseriformes que realizan sus migraciones nocturnas dos veces al año, en primavera y otoño. Sus características morfológicas y su sistema de ecolocación le convierten en un cazador estrictamente aéreo, incapaz de capturar a sus presas sobre superficies: los paseriformes, igual que los insectos durante el verano, han de ser capturados, única y exclusivamente al vuelo.

Los detalles de esta fabulosa interacción depredador-presa aún están por esclarecer. Sin embargo, los experimentos y largos muestreos mediante radar de seguimiento han revelado ciertas pistas que pueden permitirnos acercarnos algo más a este misterio: el murciélago gigante es capaz de volar, y lo hace habitualmente, a grandes alturas, por lo menos hasta los 1700 metros de altura. La mayoría de pájaros migratorios se desplazan por encima de los 1000 metros de altura, aprovechando las corrientes de viento que les empujan hacia su destino. No resulta difícil imaginar que a semejantes alturas, el nóctulo gigante dispone de un amplio margen

de espacio para atacar y manipular a sus presas sin arriesgarse a un choque fatal contra el suelo, incluso si la dificultad de reducir a una presa de gran tamaño suponga el no poder aletear correctamente durante el tiempo de manipulación. Ciertas trayectorias de vuelo de los nóctulos gigantes observadas en primavera y otoño, en épocas de migración, presentaban un peculiar aspecto “escalonado”: el murciélago cambiaba de dirección cada cierto tiempo, manteniendo una dirección neta más o menos constante, con un vuelo lento, en un comportamiento que sugiere la búsqueda de presas de vuelo rápido y dirección constante. Este vuelo de búsqueda a grandes alturas tiene poco sentido desde el punto de vista de la caza de insectos.

En resumen, en este trabajo se ha ampliado el conocimiento de una especie muy desconocida, sobre la que cada descubrimiento nos muestra aspectos fascinantes de su ecología y sin duda plantea nuevas incógnitas. Esperamos que sirva de punto de partida para futuros estudios que ahonden en su conocimiento y en el de otras especies que en diversos lugares del mundo puedan haber desarrollado la capacidad de alimentarse al vuelo de pájaros en migración nocturna.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todos los colegas que han participado en el trabajo de campo: Javier Juste, Carlos Ruiz, Juan Quetglas y Mónica Martínez; así como a todos los voluntarios que han parti-

cipado en el proyecto: Olga Mora, Iris Cardiel, Mara Mulero, Mireia Torellós, Susana Núñez, Ángela Fernández, Diana del Río y Nico Varo. El personal del Parque Nacional de Doñana, Servicio de Parques y Jardines del Ayuntamiento de Sevilla y Zoo-Botánico de Jerez de la Frontera (directivos, técnicos y agentes) nos facilitaron con sus gestiones la tarea de campo. El grupo de quirópteros de la Universidad del País Vasco, Pepe Cabot y José Luís Arroyo proporcionaron muestras y bases de datos utilizadas en este trabajo. Los análisis de isótopos estables se hicieron en la E. E. del Zaidín (CSIC) por el equipo de A. Delgado. El estudio del comportamiento de vuelo del nóctulo gigante no habría sido posible sin la generosidad del Ejército español que donó el radar Superfledermaus a la Estación Biológica de Doñana y sin el interés personal que mostró el general Juan Esteban Verastegui que realizó todo tipo de gestiones para que la donación fuera un éxito. También fue imprescindible la ayuda del Instituto Ornitológico Suizo para el manejo del radar y en el análisis de secuencias de vuelo. Este trabajo es un resultado del proyecto de investigación “Ecología espacial y trófica del nóctulo gigante (*Nyctalus lasiopterus*) en el Parque Nacional de Doñana”, financiado por el OAPN, correspondiente a la convocatoria Ayudas a la investigación en materias relacionadas con la Red de Parques Nacionales (Orden MAM/2484/2002) (proyecto 021/2002). A. G. Popa-Lisseanu ha participado en este proyecto gracias a una beca de FPU del Ministerio de Educación y Ciencia.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BONTADINA, F. & ARLETTAZ, R. 2003. A heap of feathers does not make a bat's diet. *Functional Ecology* 17:141-142.
- BRUDERER, B. 1969. Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar. *Der Ornithologische Beobachter* 66:70-88.
- BRUDERER, B. 1971. Radarbeobachtungen über den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland. (Ein Beitrag zum Problem der Witterungsabhängigkeit des Vogelzugs). *Der Ornithologische Beobachter* 68:89-158.
- BRUDERER, B. 1999. *Three decades of tracking radar studies on bird migration in Europe and the Middle East*. Pp 107-141, in *Migrating Birds Know no Boundaries* (Y. Leshem, Y. Mandelik and J. Shamoun-Baranes, eds.), Latrun, Israel, International Center for the Study of Bird Migration.

- BRUDERER, B. & LIECHTI, F. 1999. Bird migration across the Mediterranean. In: Adams N, Slotow R editors. Proc Int Ornithol Congr, Durban. *Johannesburg: BirdLife South Africa*. pp. 1983–1999.
- BRUDERER, B. & POPA-LISSEANU, A.G. 2005. Radar data on wing-beat frequencies and flight speeds of two bat species. *Acta Chiropterologica* 7:73–82.
- CHAPMAN, A. 1928. Retrospect. Reminiscences and impressions of a hunter – naturalist in three continents 1851- 1928. Gurney & Jackson, Londres.
- EGGERS, T. & JONES, T.H. 2000. You are what you eat... or are you? *Trends in Ecology and Evolution* 15:265-266.
- DONDINI, G. & VERGARI, S. 2000. Carnivory in the greater noctule bat (*Nyctalus lasiopterus*) in Italy. *Journal of Zoology* 251:233-236.
- FLEMING, T.H. 1995. The use of stable isotopes to study the diets of plant-visiting bats. *Symposium of the Zoological Society of London* 67:99-100.
- FLEMING, T. H., NÚÑEZ, R. A. & STERNBERG, L. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75.
- HERRERA, L.G., FLEMING, T.H. & FINDLEY, J.S. 1993. Geographic variation in carbon composition of the pallid bats, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. *Journal of Mammalogy* 74:601-606.
- HERRERA, L.G., FLEMING, T. H. & STERNBERG, L.S. 1998. Trophic relationship in a neotropical bat community: a preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. *Tropical Ecology* 39:23-29.
- HERRERA, L.G., HOBSON, K.A., MIRON, L., RAMÍREZ, N., MÉNDEZ, G & SÁNCHEZ-CORDERO, V. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in seasonal dry forest: evidence from stable-isotope analysis. *Journal of Mammalogy* 82:352-361.
- HOBSON, K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314-326.
- HOBSON, K.A. & SEALY, S.G. 1991. Marine protein contributions to the diet of Northern Saw whet owls on the Queen Charlotte Islands, British Columbia: a stable-isotope approach. *Auk* 108:437-440.
- IBÁÑEZ, C., JUSTE, J., GARCÍA-MUDARRA, J.L. & AGIRRE-MENDI, P.T. 2001. Bat predation on nocturnally migrating birds. *PNAS* 98:9700-9702.
- IBÁÑEZ, C., JUSTE, J., GARCÍA-MUDARRA, J.L. & AGIRRE-MENDI, P.T. 2003. Feathers as indicator of a bat's diet: a reply to Bontadina & Arlettaz. *Functional Ecology* 17:141-145.
- JONES, G., DUVERGÉ, L. & RANSOME, R.D. 1995. Conservation biology of an endangered species: field studies of greater horseshoe bats. *Symposium of the Zoological Society of London* 67:309-324.
- KERTH, G. & KÖNIG, B. 1996. Transponder and an infrared videocamera as methods used in a field study on the social behaviour of Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*). *Myotis* 34:27–34.
- KERTH, G. & KÖNIG, B. 1999. Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*). *Behaviour* 136:1187-1202.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. New York: Harper and Collins.
- LEWIS, S. E. 1995. Roost fidelity of bats: a review. *Journal of Mammalogy* 76:481-496.
- LEWIS, S. E. 1996. Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39:335-344.
- MITCHELL-JONES, A.J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRYTUFEK, B., REIJNDERS, P.J.H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J.B.M., VOHRALÍK, V. & ZIMA, J. 1999. *Atlas of European Mammals*. Academic Press, London.
- O'DONNELL, C.F.J. 2000. Cryptic local populations in a temperate rainforest bat *Chalinolobus tuberculatus* in New Zealand. *Animal Conservation* 3:287-297.
- POPA-LISSEANU, A.G. 2007. Roosting behaviour, foraging ecology and the enigmatic dietary habits of the aerial-hawking bat *Nyctalus lasiopterus*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- POPA-LISSEANU, A.G., DELGADO-HUERTAS, A., FORERO, M.G., RODRÍGUEZ, A., ARLETTAZ, R. & IBÁÑEZ, C. 2007. Bats' conquest of a formidable foraging niche: the myriads of nocturnally migrating songbirds. *PLoS ONE* 2:e205. doi:10.1371/journal.pone.0000205

- POPA-LISSEANU, A.G., BONTADINA, F., MORA, O. & IBÁÑEZ, C. (in press) Highly structured fission-fusion societies in an aerial-hawking, carnivorous bat. *Animal Behaviour*.
- RUSSO, D., CISTRONE, L. & JONES, G. 2005. Spatial and temporal patterns of roost use by tree-dwelling barbastelle bats *Barbastella barbastellus*. *Ecography* 28:769-776.
- VOIGT., C. C. & MATT, F. 2004. Nitrogen stress causes unpredictable enrichments of <sup>15</sup>N in two nectar-feeding bat species. *Journal of Experimental Biology* 207:1741-1748.
- VOIGT., C. C., MATT, F., MICHENER, R. & KUNZ, T.H. 2003. Low turnover rates of carbon isotopes in tissues of two nectar-feeding bat species. *Journal of Experimental Biology* 206:1419-1427.
- WILLIS, C.K.R. & BRIGHAM, R.M. 2004. Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour* 68:495-505.

